# Nº 38. M. Güntert und V. Ziswiler. — Konvergenzen in der Struktur von Zunge und Verdauungstrakt nektarfressender Papageien. (Mit 5 Textabbildungen)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

## Einleitung

Nektarivorie, d.h. die Ernährung durch Blütennektar, Pollen und Fruchtsäfte, wurde in verschiedenen Vogelordnungen voneinander unabhängig entwickelt. Die nektarfressenden Familien der Trochilidae, Nectariniidae und Meliphagidae stellen einen klassischen Fall konvergenter Differenzierung dar. Auch in der Ordnung Psittaci finden wir eine Anzahl nektarivorer Formen, einerseits die Gruppe der Trichoglossinae (Pinselzungenloris), andererseits die Gattungen *Loriculus*, *Lathamus* und *Psittaculirostris*, deren systematische Stellung noch umstritten ist. Da aus einer vergleichenden Analyse des Verdauungstraktes der Papageien (Güntert und Ziswiler, in Vorb.) geschlossen werden darf, dass alle rezenten Papageienarten aus einer gemeinsamen körnerfressenden Ahnengruppe evoluiert haben, stellt sich die Frage, ob die nektarivoren Formen monophyletisch oder aber durch mehrmalige Sonderentwicklung aus granivoren Vorfahren entstanden sind.

In der vorliegenden Arbeit wird gezeigt, welche Strukturen des Ernährungssystems im Zusammenhang mit der Spezialisation auf das Nektarfressen adaptive Umwandlungen erfahren haben. Ferner soll durch einen Vergleich der Merkmale die konvergente Entstehung der nektarfressenden Psittaciden belegt werden.

## Material und Methoden

Für diese Arbeit standen uns 12 Spezies nektarfressender Papageien zur Verfügung (Tab. 1); zum Vergleich wurden 35 körnerfressende Arten beigezogen. Bei all diesen Tieren wurden die einzelnen Abschnitte des Verdauungstraktes vermessen und die Zahlenwerte nach Transformation durch die Gewichtswurzel (Rensch 1948, Ziswiler 1967) verglichen. Die Unterschiede wurden mit Hilfe des Wilcoxon-Mann-Whitney-Testes auf Signifikanz geprüft. Zur Untersuchung der mikroskopischen Anatomie der Verdauungsorgane wurden mehrere Individuen histologisch verarbeitet. Die Oberflächenstruktur der Zunge ausgewählter Exem-

plare wurde mit dem Raster-Elektronenmikroskop der Universität Zürich untersucht.

Tabelle 1

| UntersuchteFormen | Individuen |
|---|---|
| *Charmosyna palmarum* (Gmelin) | 4 |
| *Domicella domicella* (Linné) | 1 |
| *Glossopsitta concinna* (Shaw) | 2 |
| *Phigys solitarius* (Suckow) | 4 |
| *Trichoglossus haematodus* (Linné) | 9 |
| *Trichoglossus johnstoniae* (Hartert) | 2 |
| *Trichoglossus versicolor* (Lear) | 1 |
| *Vini australis* (Gmelin) | 7 |
| *Loriculus philippensis* (P. L. S. Müller) | 3 |
| *Loriculus vernalis* (Sparrman) | 1 |
| *Lathamus discolor* (White) | 3 |

Wir danken Herrn Dr. R. Burkard, Küsnacht, der uns in grosszügiger Weise das umfangreiche Untersuchungsmaterial überliess.

## Zunge

Bei nektarivoren Papageien besteht die Tendenz, die bei Körnerfressern breite und kurze Zunge zu verschmälern, zu verlängern und zu einem Leckpinsel umzugestalten. Der Leckpinsel wird durch Papillen auf dem Zungenrücken gebildet. Bei den untersuchten Arten lassen sich 3 verschiedene Zungentypen unterscheiden:

1. Trichoglossinen-Typ:

Die lange, schmale Zunge trägt im distalen Bereich einige hundert lange, borstenförmige Papillen, die bei starker Vergrösserung feine Querrippen erkennen lassen (Abb. 1). Diese Papillen werden zum grossen Teil vom stark verhornten Epithel gebildet; das Bindegewebe der Cutis und die Kapillaren reichen nur bis etwa zur halben Papillenhöhe (Steinbacher 1951).
Eine Besonderheit zeigt das Zungenskelett, welches hier einen sog. Parahyalbogen bildet, der sonst nur bei den Vertretern der Gattung *Nestor* und bei *Melopsittacus undulatus* vorkommt (Giebel und Nitzsch 1858; Garrod 1872, 1874; Mivart 1895, 1896; Thompson 1899; Mudge 1901). Dieser Zungentyp ist für die Pinselzungenloris (Trichoglossinae) charakteristisch.

2. *Loriculus*-Typ:

Auf dem Zungenrücken der ebenfalls langen und schmalen Zunge verlaufen vorne leicht divergierende Längswälle, die durch Furchen voneinander getrennt werden. Die Längswälle sind auch bei körnerfressenden Formen vor-



Abb. 1.
*Trichoglossus haematodus* (Linné). Zungenpapillen.
REM-Aufnahme, Vergrösserung 145 fach.

handen, doch sind sie bei diesen bedeutend flacher. Bei *Loriculus philippensis* werden die Wälle an der Zungenspitze durch quere Einschnitte unterteilt. Dadurch kommt es zur Bildung kurzer, fleischiger Papillen (Abb. 2), deren Zahl jedoch bedeutend geringer ist als bei Trichoglossinen. Bei dem von uns untersuchten Exemplar von *Loriculus vernalis* fehlen die Papillen. Das Zungenskelett entspricht dem der körnerfressenden Arten.

3. *Lathamus*-Typ:

Bei *Lathamus discolor* ist die Zunge wie bei granivoren Papageien kurz, breit und löffelförmig. Der distale Bereich ist jedoch mit einer grossen Zahl kurzer,



ABB. 2.
*Loriculus philippensis* (P. L. S. Müller). Zungenpapillen.
REM-Aufnahme, Vergrösserung 220 fach.

fleischiger, etwas abgeplatteter Papillen besetzt (Abb. 3), die sich auch im mikroskopischen Bau von denen des Trichoglossinen-Typs unterscheiden. Das coriale Bindegewebe und die Kapillarschlingen reichen hier bis unmittelbar unter die Papillenspitze, worauf vermutlich das fleischige Aussehen der Papillen zurückzuführen ist. Der Bau des Zungenskeletts entspricht dem der Körnerfresser (FORBES 1879).

## Ösophagus

Der Ösophagus der verschiedenen Papageiengruppen ist erstaunlich einheit lich aufgebaut. Unterschiede lassen sich aber in der Ausdehnung des Schleimdrüse



Abb. 3.

*Lathamus discolor* (White). Zungenpapillen. REM-Aufnahme, Vergrösserung 115 fach.

enthaltenden Ösophagusabschnittes feststellen. Die Ösophagusdrüsen, die be Papageien auf eine kurze Strecke vor dem Drüsenmagen beschränkt sinc werden bei nektarivoren Formen auf einen noch kürzeren Bereich reduziert dabei dürfte es sich um eine Adaptation an die weiche Nahrung handeln. Ein

Ausnahme macht jedoch *Lathamus discolor*, der in der relativen Länge des Drüsenabschittes mit den granivoren Papageien übereinstimmt (Tab. 2).

TABELLE 2

*Länge des Schleimdrüsen enthaltenden Ösophagusabschnittes, in % der Ösophaguslänge.*

| | |
|---|---|
| Körnerfresser | 13—24 |
| Trichoglossinae | 5—10 |
| *Loriculus* ssp. | 5—6 |
| *Lathamus discolor* | —18 |

## DRÜSENMAGEN

Der Drüsenmagen der Papageien lässt sich unterteilen in einen cranialen, eigentlichen Drüsenteil, der die enzym- und säureproduzierenden Zusammengesetzten Drüsen (ZD) enthält, und in einen caudalen Abschnitt ohne ZD, das sog. Schaltstück. Bereits STEINBACHER (1934) hat darauf hingewiesen, dass bei Trichoglossinen das Schaltstück verlängert und die ZD im cranialen Bereich zu Drüsenfeldern oder „Juga" zusammengefasst und durch ZD-freie Zonen voneinander isoliert werden. Juga sind auch bei den Vertretern der Gattung *Loriculus* ausgebildet, bei *Lathamus discolor* sind die Drüsen jedoch homogen verteilt. Die Schaltstückverlängerung fehlt bei *Loriculus* und *Lathamus*. Die Vergrösserung dieses Abschnittes entspricht vermutlich einer Erweiterung des Bereiches optimaler Pepsinwirkung und scheint somit eine Anpassung an proteinreiche Nahrung, wie sie die Pollen darstellen, zu sein (STEINBACHER 1934, GÜNTERT und ZISWILER, in Vorb.).

## MUSKELMAGEN

Als Adaptation an die unterschiedliche Nahrungskonsistenz wird der Muskelmagen bei Nektarfressern reduziert und übernimmt vorwiegend Speicherfunktion. Die Rückbildung betrifft sowohl die Muskelschichten wie die Koilinschicht. Die extremsten Fälle von Reduktion zeigen die Trichoglossinen, besonders die Gattung *Glossopsitta*, wo der Muskelmagen im Verdauungskanal äusserlich kaum mehr zu erkennen ist. Auch bei *Loriculus* ist der Muskelmagen weitgehend rückgebildet Dagegen ist der Magen bei *Lathamus discolor* wie bei Körnerfressern ein muskulöses Kauorgan; einzig die Koilinschicht ist etwas dünner als bei granivoren Arten.

Die Koilinschicht lässt, neben den Unterschieden in der Schichtdicke, eine gruppentypisch verschiedene Strukturierung erkennen. Während ihre Oberfläche



Abb. 4.

*Platycercus elegans flaveolus* (Gould). Muskelmagen, halbiert. Einmündung des Drüsenmagens oben rechts. Vergrösserung 6,5 fach.

bei Körnerfressern 4 bis 10 grobe Wülste bildet (Abb. 4), findet man bei Trichoglossinen und bei den Vertretern von *Loriculus* 15 bis 25 feine, leistenförmige Erhebungen (Abb. 5). *Lathamus discolor* stimmt in diesem Merkmal wiederum mit den granivoren Papageien überein.



ABB. 5.

*Trichoglossus haematodus* (Linné). Muskelmagen, halbiert.
Oben rechts Einmündung des Drüsenmagens. Vergrösserung 6,5 fach.

## DARM

Der Darm ist bei allen untersuchten Papageien gleich aufgebaut. Unterschiede fanden wir einzig in der relativen Darmlänge, die bei den nektarivoren Trichoglossinen und Loriculinen signifikant kürzer ist als bei körnerfressenden Arten; hingegen hat *Lathamus discolor* wie diese einen langen Darm. Unsere Beobachtung stimmt mit den Ergebnissen anderer Autoren (DESSELBERGER 1931, HESSE 1935, RENSCH 1948, EBER 1956, ZISWILER 1967) überein, die bei Körner-

fressern eine grössere relative Darmlänge als bei Frucht- oder Insektenfressern gefunden haben.

## Diskussion

Die zwischen den nektarfressenden Papageien bestehenden Unterschiede in der äusseren Morphologie, in anatomischen und osteologischen Merkmalen sowie im Verhalten (Salvadori 1891, Berlioz 1941, Verheyen 1956, Glenny 1957, Boetticher 1959, Brereton 1963) bewogen verschiedene Autoren, eine konvergente Entstehung der Nektarivorie bei Papageien anzunehmen. Andere Bearbeiter sahen jedoch in der übereinstimmenden Ernährungsweise und im Vorhandensein einer Pinselzunge den Ausdruck einer nahen Verwandtschaft. Unser Vergleich des Ernährungssystems zeigt, dass die nektarivoren Papageien, als Anpassung an die unterschiedliche Konsistenz und chemische Beschaffenheit ihrer Nahrung, von den übrigen Vertretern der Ordnung abweichende morphologische Verhältnisse aufweisen. Die adaptiven Umwandlungen betreffen vor allem die Zunge und den Magen. Gleichzeitig wird ersichtlich, dass die Veränderungen nicht bei allen Formen gleich weit fortgeschritten sind; so finden sich bei *Lathamus discolor*, abgesehen von der Pinselzunge, keine weiteren Adaptationen an Nektarivorie. Dies und die je gruppentypische Modifikation der Zunge unterstützen die Hypothese einer konvergenten Evolution; auch die vergleichende Analyse des Trinkverhaltens verschiedener Papageiengruppen (Homberger und Ziswiler, in Vorb.) bestätigt die Richtigkeit dieser Annahme.

## Zusammenfassung

1. Die Morphologie der Zunge und des Verdauungstraktes von 12 nektarfressenden Papageien-Spezies werden verglichen.

2. Bei nektarivoren Papageien lassen sich 3 Pinselzungen-Typen von je verschiedener Zungenform und Papillenstruktur unterscheiden.

3. Bei einheitlichem histologischem Aufbau zeigt der Verdauungskanal der Vertreter verschiedener Nektarfressergruppen von den körnerfressenden Papageien mehr oder weniger stark abweichende grobmorphologische Verhältnisse. Die meisten dieser Unterschiede lassen sich als Adaptationen an die unterschiedliche Konsistenz und chemische Beschaffenheit der Nahrung interpretieren.

4. Die gruppentypische Zungenmodifikation und die unterschiedlich weit fortgeschrittene Umwandlung der Verdauungsorgane lassen auf eine konvergente

Entstehung der Nektarfressergruppen aus körnerfressenden psittaciden Vorfahren schliessen.


## Résumé

1. Les adaptations morphologiques de la langue et du tractus digestif de différents groupes de Perroquets nectarivores ont été étudiées.
2. Chez les Perroquets, au moins trois types de langue en brosse sont présents, différant l'un de l'autre par la forme linguale et par la structure fine des papilles.
3. Chez différentes espèces nectarivores, les caractères externes du tractus digestif divergent, à un degré différent, de ceux des perroquets granivores, alors que les structures histologiques restent généralement uniformes.
4. Des modifications de la langue et du tractus digestif, spécifiques à un groupe étayent l'hypothèse d'une évolution convergente de la nectarivorie chez les Perroquets.



## Summary

1. Morphological adaptations to nectar feeding in tongue and digestive tract of different nectarivorous parrot groups were studied.
2. In parrots at least three brush tongue types are present, differing in the tongue shape and in the fine structure of their papillae.
3. In different nectarivorous species the external features of the digestive tract diverge to a various extent from the conditions seen in granivorous parrots, whereas histological structures are generally uniform.
4. Group-specific modifications of the tongue and of the digestive tract support the hypothesis of a convergent evolution of nectar feeding in parrots.


## LITERATURVERZEICHNIS


BERLIOZ, J. 1941. *Recherches ostéologiques sur le crâne des perroquets*. Oiseau 11: 17-36.

BOETTICHER, H. von. 1959. *Papageien*. Wittenberg: Ziemsen.

BRERETON, J. L. 1963. *Evolution within the Psittaciformes*. Proc. XIII Int. Orn. Congr.: 499-517.

DESSELBERGER, H. 1931. *Der Verdauungstrakt der Dicaeiden nach Gestalt und Funktion*. J. Orn. 79: 353-370.

Eber, G. 1956. *Vergleichende Untersuchungen über die Ernährung einiger Finkenvögel.* Biol. Abh. 13/14: 1-60.

Forbes, W. A. 1879. *On the systematic position of the genus Lathamus.* Proc. Zool. Soc., London: 166-174.

Garrod, A. H. 1872. *Note on the tongue of the psittacine genus Nestor.* Proc. Zool. Soc., London: 787-789.

— 1874. *On some points in the anatomy of the parrots which bear on the classification of the suborder.* Proc. Zool. Soc., London: 586-598.

Giebel, C. und C. L. Nitzsch. 1858. *Die Zunge der Vögel und ihr Gerüst.* Z. ges. Naturwiss. 11: 19-51.

Glenny, F. H. 1957. *A revised classification of the Psittaciformes based on the carotid artery arrangements patterns.* Ann. Zool., Agra (India) 2: 47-56.

Güntert, M. und V. Ziswiler (in Vorb.). *Morphologische Radiation des Verdauungstraktes bei Papageien.*

Hesse, R. 1935. *Tierbau und Tierleben.* Band 1, Jena: G. Fischer.

Homberger, D. G. und V. Ziswiler (in Vorb.). *Fress- und Trinkverhalten bei Papageien.*

Mivart, S. G. 1895. *On the hyoid bone of certain parrots.* Proc. Zool. Soc., London: 162-174.

— 1896. *On the hyoid bone of Nestor meridionalis and Nanodes discolor.* Proc. Zool. Soc., London: 236-240.

Mudge, G. P. 1901. *On the myology of the tongue of parrots with a classification of the order.* Trans. Zool. Soc., London 16: 211-278 (1903).

Rensch, B. 1948. *Organproportionen und Körpergrösse bei Vögeln und Säugetieren.* Zool. Jahrb. Allg. Zool. 61: 337-412.

Salvadori, T. 1891. *Catalogue of the Psittaci, or parrots, in the collection of the British Museum.* Vol. 20, London.

Steinbacher, G. 1934. *Zur Kenntnis des Magens blütenbesuchender Papageien.* Orn. Monatsber. 42: 80-83.

— 1951. *Die Zungenborsten der Loris.* Zool. Anz. 146: 57-65.

Thompson, D. A. W. 1899. *On characteristic points in the cranial osteology of the parrots.* Proc. Zool. Soc., London: 9-46.

Verheyen, R. 1956. *Analyse du potentiel morphologique et projet d'une nouvelle classification des Psittaciformes.* Bull. Inst. Sci. Nat. Belg. 32: 1-54.

Ziswiler, V. 1967. *Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel zur Abklärung ihrer systematischen Stellung.* Zool. Jahrb. Syst. 94: 427-520.